



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia



**Estudo comparativo de duas espécies ornitófilas em borda de
uma ilha de mata de galeria, Uberlândia-MG**

Francielle Paulina de Araújo

2005

Francielle Paulina de Araújo

**Estudo comparativo de duas espécies ornitófilas em borda de
uma ilha de mata de galeria, Uberlândia-MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Uberlândia - MG

2005

Francielle Paulina de Araújo

**Estudo comparativo de duas espécies ornitófilas em borda de
uma ilha de mata de galeria, Uberlândia-MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em ____ de _____ de 2005

Banca Examinadora:

Prof. Dra. Silvana Buzato
Universidade de São Paulo –USP

Prof. Dra. Ana Angélica Almeida Barbosa
Universidade Federal de Uberlândia-UFU

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira
Universidade Federal de Uberlândia-UFU
(Orientador)

Uberlândia - MG
2005

Dedico este trabalho aos meus queridos pais: Antonio e Lúdia que sempre apoiaram meus estudos me incentivando a ir cada vez mais longe.

Agradecimentos

Em primeiro lugar agradeço à Deus por ter colocado em mim esta paixão pelas flores e beija-flores e por me colocar neste caminho lindo no qual procuro compreender as belezas e perfeições da natureza;

Ao Prof. Dr. Paulo Eugênio por abrir meus olhos para o mundo da polinização, mundo ao qual eu conhecia apenas parcialmente até ser sua aluna na graduação. Agradeço também pela orientação no mestrado que contribuiu fortemente na minha formação;

À Prof. Dra. Ana Angélica que me mostrou uma “pequena ilha de mata” designando ser ali meu “novo habitat” no qual tive inúmeras descobertas e aprendizagem podendo realizar meus estudos da graduação e do mestrado;

À Prof. Dra. Silvana Buzato que sem saber, através de seus estudos, foi uma fonte inspiração para os meus estudos;

Ao Prof. Dr. Christian Westerkamp que despertou em mim o desejo e a curiosidade de tentar compreender melhor para o que serve cada detalhe nas flores;

À Prof. Dra. Celine que ajudou na correção deste trabalho dando muitas sugestões para o crescimento do mesmo;

Ao amigo Clesnan que incansavelmente me ajudou em diversas partes do trabalho, dando maravilhosas sugestões tanto na parte de campo quanto nas análises de dados;

À Professora Dr. Marli Ranal pela ajuda e sugestões na parte de germinação;

À amiga Yelnnia que participou ativamente no campo e análise de dados em grande parte do estudo referente à *Gaylussacia brasiliensis*;

Aos amigos Christiano e Léo pelas incontáveis ajudas no campo, na “hora de ver o néctar” e principalmente com as fotos;

Às amigas: Mariana, Poliana, Jacqueline e Diana pelas preciosas ajudas e companhia no campo;

À Dra. Daniela Simão pela amizade e pelos empréstimos de tantos artigos;

À secretaria da Pós-graduação Maria Angélica que prontamente me ajudou em tudo o que precisei durante o mestrado;

Aos demais amigos da pós-graduação que apoiaram e incentivaram meus estudos;

Aos meus queridos pais e irmã que me ajudaram em todos os momentos proporcionando o conforto e bem estar que só uma família pode dar;

Ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais: Sinto que neste programa cresci e amadureci como nunca imaginei que seria possível... Obrigada a todos os professores que contribuíram para este crescimento através de suas aulas maravilhosas;

À CAPES, pelo apoio financeiro.

ÍNDICE

RESUMO GERAL	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
CAPÍTULO 1: Biologia floral e visitantes de <i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores.....	05
Introdução	06
Material e Métodos.....	07
Resultados.....	10
Discussão	15
CAPÍTULO 2 Biologia floral de <i>Costus spiralis</i> (Jacquin) Roscoe (Costaceae) e mecanismo para evitar auto-polinização.....	21
Introdução	22
Material e Métodos	23
Resultados	27
Discussão	33
DISCUSSÃO GERAL.....	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43

RESUMO GERAL

As Angiospermas apresentam vários tipos de interações com animais incluindo interações mutualísticas associadas à polinização. Para que a polinização ocorresse, as plantas desenvolveram flores adaptadas morfológicamente de modo a atrair diferentes tipos vetores. Diversos caracteres florais tais como cor, forma, tamanho e recurso floral são adaptados para grupos de agentes polinizadores taxonomicamente relacionados, constituindo as síndromes de polinização. As flores consideradas ornitófilas geralmente são tubulares, possuem cores fortes e contrastantes, ausência de odor, néctar abundante e relativamente diluído, antese diurna e separação da câmara nectarífera dos estigmas e das anteras. Dentre as aves que visitam flores em busca de alimento, os beija-flores apresentam especializações tais como corpo pequeno, bico fino, longo e/ou curvado, agilidade em procurar flores pendentes, memória espacial e outras características que os permitem aproveitar os recursos florais. O objetivo do presente estudo é conhecer e comparar a biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo, de duas espécies ornitófilas. *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae) e *Costus spiralis* (Costaceae) são duas espécies polinizadas por beija-flores que ocorrem no mesmo habitat de uma ilha de mata de galeria na reserva vegetal do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia - MG. Estas plantas apresentam diferenças na produção de néctar, tamanho das flores, número de flores por indivíduo e padrão de distribuição no ambiente. Ambas estão adaptadas à polinização por diferentes grupos de beija-flores sendo a primeira por Trochilinae e a segunda por Phaethornithinae. *Gaylussacia brasiliensis* apresenta tubo da corola menor, produz menores quantidades de néctar que *C. spiralis*, distribui-se no ambiente de forma agrupada, e abre muitas flores por inflorescência e por indivíduo recebendo visitas de beija-flores da subfamília Trochilinae. *Costus spiralis* por outro lado, apresenta tubo floral longo e curvado, produz néctar em maior quantidade e concentração de açúcares e se distribui no ambiente de forma agregada em baixa densidade e cada inflorescência é terminal e libera apenas uma ou duas flores ao dia. Apresenta uma estratégia mais especializada, necessitando de polinizadores que tenham bico longo e levemente curvado. Assim, através destas evidências pode-se compreender melhor quais as diferentes adaptações das plantas e dos polinizadores que vão atuar na estruturação das comunidades ecológicas.

Palavras-chaves: *Gaylussacia*, *Costus*, ornitofilia, polinização, beija-flores.

ABSTRACT

The Angiosperms present some kinds of interactions with animals including mutualistic interactions associated with pollination. Plants developed flower morphology adapted to attract different vectors in order to make pollination functional. Diverse floral characters such as color, shape, size and floral resource are adapted to groups of taxonomically related pollinators and can be viewed as pollination syndromes. The bird-pollinated flowers generally are tubular, strong colors like red, orange and pink, absence of odor, abundant nectar, diurnal anthesis and separation between the nectar chamber and the stigma and anthers. Amongst the birds that visit flowers, the hummingbirds present specializations such small body, fine, long and/or bending beak, agility when visiting hanging/pendant flowers, spatial memory and other characteristics that allow them to use floral resources. The objective of this study is to analyze the floral biology, pollination and the reproductive system, of two bird-pollinated species. *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae) and *Costus spiralis* (Costaceae) are two species pollinated by hummingbird that occur nearby on the edge of an island of gallery forest in the Ecological reserve of the Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia - MG. These plants present differences in the amount of nectar produced, distribution in the environment, size and shape of the flowers, and number of flowers per individual. *G. brasiliensis* e *C. spiralis* are adapted to pollination by different group of hummingbirds, Trochilinae and Phaethornithinae respectively. *Gaylussacia brasiliensis* presents a shorter corolla tube and produces smaller amounts of nectar than *C. spiralis*. It is has a contagious distribution in the environment and opens many flowers per inflorescences and individual, receiving visits from less specialized Trochilinae hummingbirds. On the other hand, *Costus spiralis* presents flowers with longer and curved tube produces nectar in larger amounts and higher sugar concentration than *G. brasiliensis*. It is distributed in the environment in low density groups and each inflorescence produces only one or two flowers per day. This more specialized strategy requires pollinators that have longer and slightly curved beaks. These differences found in floral morphology, distribution and nectar associates to morphologic differences, metabolism and behavior of the hummingbirds allow the coexistence of these species in the nature.

Word-keys: *Gaylussacea*, *Costus*, ornithophily, pollination, hummingbird.

INTRODUÇÃO GERAL

As Angiospermas apresentam vários tipos de interações com animais e em muitos casos apresentam adaptações mutualísticas associadas à polinização (Stebbins 1970, Bawa 1990, Engel & Irwin 2003, Taura & Laroca 2004). As plantas têm flores adaptadas morfológicamente para atrair diferentes vetores, facilitar a localização e o acesso ao néctar ou outras recompensas florais, bem como o transporte de pólen, aumentando a eficiência na polinização (Stebbins 1970, Stiles 1981, Fenster *et al.* 2004).

Caracteres florais tais como cor, forma, tamanho e recurso floral parecem estar associados a grupos de agentes polinizadores muitas vezes filogeneticamente próximos, constituindo as síndromes de polinização. Estas síndromes ilustram a evolução convergente de caracteres, às vezes entre taxa de plantas não relacionadas ecológica e filogeneticamente (Endress 1994, Castellanos *et al.* 2003, Fenster *et al.* 2004, Valido *et al.* 2004). Dentro das diversas síndromes existentes, as flores consideradas ornitófilas são associadas à polinização por aves nectarívoras. Estas flores são geralmente tubulares, possuem cores fortes e contrastantes, ausência de odor, néctar abundante e relativamente diluído, antese diurna e separação espacial da câmara nectarífera em relação aos estigmas e anteras (Faegri & van der Pijl 1980, Stiles 1981, Raven *et al.* 2001, Wilson *et al.* 2004).

Dentro da síndrome da ornitofilia, existem flores polinizadas por aves que exploram o néctar pousando em alguma estrutura da própria planta e flores polinizadas por aves que

exploram o néctar adejando frente às flores. Os beija-flores, com poucas exceções se encaixam no último padrão (Westerkamp 1990). As plantas troquilófilas, polinizadas por beija-flores, geralmente apresentam flores orientadas de forma horizontal ou pendente, ausência de superfície de pouso, freqüentemente apresentam brácteas protetoras e coloridas, néctar abundante (Luteyn 2002).

Os beija-flores visitam flores em busca de néctar (Sick 1997) e apresentam corpo pequeno, bico fino, longo e/ou curvado de acordo com tamanho/formato da corola. Além disso, possuem agilidade em procurar flores pendentes; memória espacial e outras especializações que lhes permitem o aproveitamento dos recursos florais (Stiles 1981, Hurly & Healy 1996, Hurly 1996).

Essas aves são restritas às Américas, sendo 83 espécies existentes no Brasil e dentre estas 29 ocorrem no Cerrado. Os beija-flores do cerrado são comuns a outros biomas, dentre os quais apenas quatro são endêmicas no Cerrado da região Centro-Oeste sendo que no Cerrado do Sudeste não ocorre nenhuma espécie endêmica (Grantsau 1989). Pertencem à família Trochilidae e podem ser subdivididos em duas subfamílias: Phaethornithinae e Trochilinae (Stiles 1981, Bleiweiss *et al.* 1994, Sick 1997). Phaethornithinae são beija-flores que geralmente possuem bico longo e curvado e visitam as flores em rondas de alto ganho energético, através de rotas de forrageio (Buzato 1995, Kay & Schemske 2003). Em contrapartida, Trochilinae incluem espécies com ampla variação de tipos de bicos e estratégias de forrageamento (Stiles & Freeman 1993) e em geral são territoriais ou pilhadores, ou ainda “trapliners” de curta distância, sendo que aqueles de bico pequeno freqüentemente visitam flores geralmente polinizadas por insetos, com volumes de néctar muito baixos (Feinsinger & Colwell 1978). Além disso, apresentam comportamento mais generalista e utilizam recursos mais sobrepostos (Stiles 1978, Newstrom *et al.* 1994).

O volume e a concentração de açúcares no néctar das flores visitadas por Phaethornithinae podem não diferir significativamente daquelas visitadas por Trochilinae (McDade & Weeks 2004a). Porém, existem outras características florais e ecológicas que estão diretamente associadas ao grupo Phaethornithinae, tais como corola longa e curvada e formação de agrupamentos com poucos indivíduos em ambientes no interior de mata, respectivamente (Kay & Schemske 2003; Altshuler *et al.* 2004). Por outro lado, espécies que são polinizadas por Trochilinae possuem flores com tubo da corola curto e formam agrupamentos densos, em áreas de borda de mata ou clareiras (Stiles 1981).

A interação dos beija-flores com suas flores tem sido amplamente estudada, no Brasil e em toda a América (Sazima *et al.* 1995, Buzato *et al.* 2000, Freitas & Sazima 2001, Temeles *et al.* 2002, Araújo & Sazima 2003, Canela & Sazima 2003, Castellanos *et al.* 2003, 2004, Coelho & Barbosa 2004, Gonzáles *et al.* 2005, Mendonça & Anjos 2005). Os estudos das particularidades destas interações ajudam a elucidar padrões ecológicos e aspectos evolucionários (Simberloff & Dayan 1991, Grant 1994, Buzato *et al.* 2000), além de contribuir para esclarecer os papéis dos organismos na manutenção das comunidades vegetais (Bawa 1990).

Gaylussacia brasiliensis (Spr.) Meissner (Ericaceae) e *Costus spiralis* (Jacquin) Roscoe (Costaceae) são duas espécies ornitófilas que ocorrem na borda de uma ilha de mata de galeria na Reserva Vegetal do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. São frequentemente visitadas por beija-flores e apresentam diferenças em vários aspectos da biologia floral e nos parâmetros da ecologia de populações como densidade e distribuição espacial. Assim podemos utilizá-las como modelos de estudos verificando se as características morfológicas e ecológicas de cada uma interferem no grupo de beija-flores que as visitam.

Desta forma, o presente estudo teve como objetivos caracterizar a biologia floral e o sistema de reprodução de *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae) e *Costus spiralis* (Costaceae),

verificar se apresentam características associadas aos diferentes grupos de beija-flores, bem como descrever o comportamento de forrageamento dos mesmos em cada espécie.

Este estudo é composto por dois capítulos e uma discussão geral, sendo cada capítulo relacionado a uma das espécies de plantas. Os capítulos foram elaborados em forma de artigo científico, seguindo parcialmente as normas da Revista Brasileira de Botânica. As referências bibliográficas referentes à introdução e discussão geral e a cada um dos capítulos estão agrupadas ao final da discussão geral.

Capítulo I

Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras porcidas polinizada por beija-flores

Introdução

A família Ericaceae possui distribuição cosmopolita, sendo encontrada em quase todas as partes do mundo e apresentando cerca de 125 gêneros, com aproximadamente 4500 espécies (Kron *et al.* 2002, Luteyn 2002). Nos Neotrópicos, esta família se concentra nos Andes, e está adaptada principalmente aos ambientes frios, montanhosos úmidos e de vegetação aberta. Nos Neotrópicos existem 46 gêneros e aproximadamente 800 espécies de Ericáceas nativas. A riqueza total aumenta à medida que se aproxima da linha equatorial e o maior número de espécies de Ericaceae ocorre na Colômbia e Equador (Luteyn 2002).

A polinização das Ericáceas em latitudes temperadas e subtropicais é feita primariamente por abelhas, mas nos Neotrópicos, as aves desenvolveram o papel de polinizadores, com beija-flores agindo como os principais vetores (Luteyn 2004). As Ericáceas neotropicais apresentam coevolução com beija-flores, sendo que toda a tribo Vaccinieae é essencialmente troquilófila (Luteyn 2002).

As Ericáceas da América Tropical apresentam algumas características associadas com polinização por beija-flores, tais como: flores pendentes, sem odor, corolas e brácteas frequentemente de cores contrastantes em algumas tonalidades de vermelho, violeta, ou laranja; corolas actinomorfas e em formato tubular, com a entrada estreita e lóbulos estendidos; nectário em forma de disco no topo do ovário; e o tamanho da corola correspondendo bem ao tamanho e proporções dos bicos dos beija-flores visitantes; concentrações no néctar geralmente menores que o limite de preferência dos beija-flores (Luteyn 2004).

Gaylussacia é um gênero do novo mundo que possui cerca de 50 espécies, sendo encontrado na América do Norte Oriental, Colômbia, Bolívia e Sudeste do Brasil. O gênero pertence à subfamília Vaccinioideae e tribo Vaccinieae (Luteyn 2002). Referências e informações atualizadas sobre as Ericaceae são encontradas no site

<http://www.nybg.org/bsci/res/lut2/>. *Gaylussacia brasiliensis* pode ser encontrada em restingas, matas, solos rochosos à beira de rios e nas mais variadas condições edáficas. É um arbusto de 0,30m-1m podendo alcançar 2 a 3m de altura, ocorre de forma isolada ou formando agrupamentos, por vezes bastante densos, com floração contínua (Marques & Klein 1975). *G. brasiliensis* é uma espécie com características ornitófilas típicas, sendo regularmente visitada por beija-flores (Ormond *et al.*, 1993).

As flores das Ericáceas geralmente apresentam anteras com deiscência por fendas ou poros apicais (Hermann & Palser 2000), no entanto, anteras poricidas geralmente são associadas à polinização por abelhas que têm comportamento vibrátil (Fenster *et al.* 2004). Apesar disso, muitas destas plantas são polinizadas por beija-flores e as vibrações de suas visitas têm efeito análogo sobre a liberação de pólen (Luteyn, 2002, 2004). O presente estudo tem por objetivo detalhar características da biologia floral, avaliar o comportamento dos visitantes florais de *G. brasiliensis*, bem como e o mecanismo de liberação de pólen nas anteras poricidas associadas com a ornitofilia.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na borda de uma ilha de mata de galeria na Reserva Vegetal do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). A reserva vegetal do CCPIU possui 127 ha e está localizada 8 km a oeste do perímetro urbano no município de Uberlândia, MG. Este município tem como limite às coordenadas geográficas de 18°30' – 19°30' S a 47°50' – 48°50'W (Lima *et al.* 1989).

A região apresenta clima com estacionalidade muito acentuada, com duas estações bem definidas: uma estação seca e mais fria, entre os meses de maio a setembro e uma estação chuvosa e mais quente de outubro a março, com metade das chuvas caindo durante os meses

de novembro, dezembro e janeiro que são os meses mais úmidos. De acordo com a escala Köppen, o clima é classificado como Aw, podendo ocorrer altas temperaturas no verão (acima de 35°C) e geadas ocasionais no inverno (Rosa *et al.* 1991).

Procedimentos de Campo e Laboratório

O trabalho de campo foi realizado no período de janeiro a maio de 2001. A fenologia de floração foi registrada quinzenalmente no período de janeiro de 2001 a agosto de 2002 em sete agrupamentos contando-se o número de flores abertas por indivíduo ou agrupamento. O padrão de floração da espécie foi descrita de acordo com a classificação de Newstrom *et al.* (1994). Cada agrupamento de *G. brasiliensis* foi considerado como sendo um indivíduo pois esta apresenta propagação vegetativa.

Para o estudo da biologia floral, foram anotados os dados referentes à morfologia floral tais como: cor, odor, recompensas florais e medidas do tubo da corola. Para a caracterização da morfologia floral, flores foram coletadas e conservadas em álcool 70%. Foram efetuadas medidas do diâmetro maior da corola e do comprimento (da base à abertura). Para detectar o horário de abertura das flores, algumas inflorescências foram coletadas e mantidas em vasos com água.

A produção de néctar foi medida no período da manhã por volta das 9:00h em 21 flores ensacadas previamente no estágio de botão. O volume de néctar acumulado foi medido usando-se microcapilares graduados e a concentração do néctar com refratômetro de mão. As médias de volume e concentração de néctar foram utilizadas para calcular a quantidade de recompensa em calorias por flor. As medidas refratométricas “g açúcar/g da solução” foram convertidas em “g açúcar/l néctar” (Kearns & Inouye 1993). A relação apresentada por Dafni (1992) foi utilizada para transformar “mg de açúcar” em “calorias”: 1mg açúcar = 4 calorias. A partir destes dados e do número médio de flores amostrados por dia foi estimado o recurso instantâneo em calorias que a planta pode oferecer em cada agrupamento.

Foram coletados exemplares da espécie para herborização com a técnica usual de Fidalgo & Bononi (1984), que foram incorporadas no acervo do *Herbarium Uberlandense* (HUFU) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia (nº de registro 33300).

Sistema de reprodução

Para verificar o sistema de reprodução, botões em pré-antese de várias inflorescências de quatro agrupamentos foram ensacados com tecido de organza e submetidos aos seguintes tratamentos: 1) autopolinizações manuais: foram feitas após a abertura das flores, sendo o pólen da flor depositado manualmente no próprio estigma; 2) autopolinizações espontâneas: os botões em pré-antese foram apenas ensacados, sem nenhum tratamento posterior; 3) agamospermia: os botões em pré-antese foram emasculados e ensacados, sem tratamento posterior; 4) polinizações cruzadas: as flores foram emasculadas previamente em fase de pré-antese e posteriormente polinizadas com pólen de flores de outras plantas distantes pelo menos 30 metros; 5) controle: flores foram apenas marcadas e acompanhadas durante a floração e até a frutificação, para avaliar a eficiência da polinização natural. A formação de frutos maduros foi considerada como sucesso de polinização, em todos os tratamentos. Para análise estatística dos dados do sucesso na formação de frutos após os vários tratamentos de polinizações controladas foi utilizado o teste de Qui-quadrado (Bioestat 2.0).

A análise do crescimento dos tubos polínicos foi feita em pistilos de flores submetidas aos tratamentos de polinização cruzada e autopolinização. Após 24 e 48 horas desde o tratamento, as flores foram coletadas e fixadas em FAA 50%. No laboratório as flores foram dissecadas, sendo os pistilos isolados e analisados sob microscopia de fluorescência (técnica de Martin 1959).

A receptividade estigmática foi determinada no laboratório em flores de diferentes fases recém coletadas no campo em mantidas em água, pingando-se uma gota de água oxigenada (10 volumes) no estigma e observando a presença de bolhas em estereoscópio (Kearns & Inouye 1993).

A viabilidade polínica foi determinada pela coloração citoplasmática, usando a técnica do carmim-acético (10%) em botões em pré-antese e flores abertas fixadas em álcool 70%. Para a contagem do número de grãos de pólen foi utilizado um contador manual percorrendo toda a lamínula (Radford *et al* 1974). Para definir como o pólen é liberado, foram feitos testes com simulação de vibrações nas anteras com o auxílio de um diapasão observando-se os efeitos com o auxílio de um estereoscópio.

Visitantes florais e polinizadores

Foram feitas observações focais para registrar: visitantes florais, número de inflorescências e flores visitadas, o horário de visita em três agrupamentos diferentes em sessões de 3 horas ininterruptas, sendo que foi abrangido no estudo o período de 8:00 às 16:00h, num total de 42 horas de observação. Os beija-flores foram observados à vista desarmada ou com uso de binóculos e quando possível foram fotografados. Identificações dos beija-flores foram baseadas em Grantsau (1989).

Resultados

A fenologia de *G. brasiliensis* quanto ao período de floração pode ser classificada em nível de população como sendo do tipo contínua com pequenas pausas ao longo do ano e a duração da floração do tipo estendida (mais de 5 meses) de acordo com a classificação de Newstrom *et al.* (1994) (FIGURA 1).

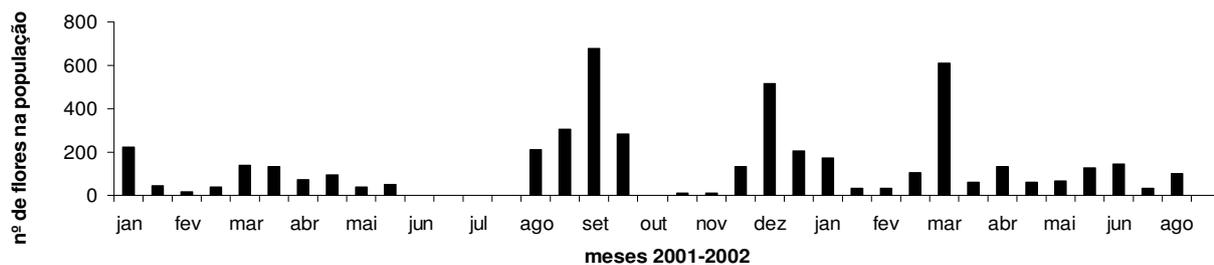


FIGURA 1. Fenologia de floração de *Gaylussacia brasiliensis*. Número diário de flores amostradas quinzenalmente na população em um total de 7 agrupamentos.

Gaylussacia brasiliensis possui inflorescências racemosas axilares do tipo cacho ou racemo. A flor é perfeita, sem odor, com órgãos sexuais no interior do tubo da corola vermelha urceolada, pentâmera, actinomorfa (FIGURAS 2 e 3). A corola tem comprimento de $15,4 \pm 0,47\text{mm}$ ($n=15$) e o diâmetro maior da corola apresenta $5,57 \pm 0,16\text{mm}$ ($n=15$). O ovário é ínfero, sincárpico, placentação axialar, decacarpelar com 10 *loculi* monospermos. O estilete possui fixação terminal e o estigma é crateriforme úmido. Possui um disco nectarífero bem definido no topo do ovário. Apresenta 10 estames com filetes arranjados ao redor do gineceu delimitando uma câmara nectarífera. As tecas das anteras são prolongadas por dois tubos estreitos com abertura apical.

O pólen é triaperturado, liberado na forma de tétrades (FIGURA 4). O número de grãos de pólen viáveis encontrados nos botões em pré-antese ($n=10$) e em flores ($n=10$) foi sempre elevado $99,3 \pm 0,5\%$ (2 anteras por flor) e foi observado que os estigmas estão receptivos tanto na fase de flor aberta como na fase de botão em pré-antese. O fruto é uma baga carnosa com várias sementes e quando maduro apresenta cor preta (FIGURA 5).

As flores abrem pela manhã por volta de 6:00 horas, e as pétalas podem ou não permanecer até a maturação do fruto. As flores apresentam grande longevidade, com duração por volta de três dias.

A flor produz néctar com volume médio de $6,6 \pm 1,1 \mu\text{l}$ ($n = 21$) e concentração de açúcares de $13,5 \pm 5,4\%$ ($n=21$) equivalentes a uma recompensa calórica média de $2,15 \pm 1,3$ cal / flor ($n =21$). Em uma amostragem realizada em toda a borda da mata foi encontrado um total de 599 flores, o que equivaleria a um total de 1287,8 calorias. Estes valores por agrupamentos variaram desde 6,4 calorias (quando ocorreram apenas três flores abertas) a 462,2 calorias num total de 215 flores abertas. Porém já foi registrado, em um único agrupamento, até 519 flores em outros períodos do ano, indicando que a oferta de recursos pode variar amplamente na área.

Sistema de reprodução

Polinizações manuais sugerem que esta espécie seja autocompatível (TABELA 1) e as observações do crescimento de tubos polínicos mostraram que os tubos alcançam os óvulos tanto na autopolinização quanto na polinização cruzada após 12 horas (FIGURA 6).

Apesar da autocompatibilidade existente nesta planta, ela é incapaz de formar frutos por autopolinização espontânea, provavelmente devido a hercogamia de aproximação existente na flor. Esta separação espacial entre o estigma e as anteras (FIGURA 7) é suficiente para impedir que o próprio pólen atinja a superfície receptiva do estigma (FIGURA 8). As anteras com poros apicais (FIGURAS 9 e 10) têm sua abertura voltada para o centro da flor ficando fechada quando em contato com o estilete. Numa altura superior e bem próxima à entrada da corola fica localizado o estigma (FIGURA 11). Como as flores são pendentes, o pólen que cai das anteras entram em contato com a superfície não receptiva do estigma. A polinização acontece quando o pólen chega no bico dos beija-flores entrando em contato primeiro com a superfície receptiva do estigma (FIGURA 12).

Testes com o diapasão demonstraram que os grãos de pólen são facilmente liberados das anteras mesmo com pequenas vibrações. Os beija-flores, quando estão tomando néctar

nestas flores, inserem o bico no interior da corola podendo movimentar o conjunto de anteras e o estilete o que permite a liberação de pólen.

TABELA 1- Porcentagem de frutos maturados resultantes dos procedimentos de polinização em *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae).

Tratamento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso reprodutivo(%) ¹
Autopolinização manual	25	23	92 ^a
Autopolinização espontânea	234	0	0 ^c
Polinização cruzada	21	19	90,5 ^a
Apomixia	71	0	0 ^c
Condições naturais (controle)	426	205	48,1 ^b

¹Porcentagens seguidas de letras distintas nas colunas diferem significativamente pelo teste de Qui-quadrado $p < 0,01$.

Visitantes e polinizadores

Foram registradas visitas de quatro espécies de beija-flores, duas espécies de abelhas e uma espécie de borboleta. Num total de 42 horas de observação, *Chlorostilbon aureoventris* foi a espécie de beija-flor mais freqüente tendo sido avistado 33 vezes e visitado um total de 393 flores, aparentemente em visitas aleatórias. *Amazilia fimbriata* (FIGURA 12) foi o segundo mais freqüente, avistado 21 vezes, visitando um total de 193 flores. *Phaethornis pretrei* foi registrado apenas duas vezes, visitando um total de 6 flores. *Hylocharis chrysura* também foi pouco avistado, apenas quatro vezes e visitando 20 flores. Estas duas últimas espécies foram consideradas como polinizadores ocasionais.

As abelhas visitaram *G. brasiliensis* pilhando o néctar pela base da flor e sempre faziam pequenos orifícios na corola. A borboleta (não identificada) foi observada apenas duas vezes pousada nas flores e introduzindo a probóscide no interior da corola de modo legítimo, mas sem vibração aparente.



FIGURAS 2-12. Morfologia floral e reprodução de *Gaylussacia brasiliensis*. **2.** Inflorescência. **3.** Corte longitudinal de uma flor de *G. brasiliensis*. **4.** Tétrades (aumento de 40X). **5.** Frutos verdes e maduros. **6.** Auto polinização após 48 horas (aumento de 20X). **7.** Sistema de hercogamia . **8.** Estigma de *G. brasiliensis*. **9.** Antera de *G. brasiliensis*. **10.** Poros apicais das anteras. **11.** Entrada do tubo da corola. **12.** *Amazilia fimbriata* visitando *G. brasiliensis* (Foto: Coelho, C.P.).

Discussão

Gaylussacia brasiliensis apresenta pequenas pausas na produção de flores, mas estas pausas freqüentemente são causadas por geadas ou queimadas. A presença destes intervalos sem flores pode afetar a manutenção dos polinizadores na área ao longo do ano (Newstrom *et al.* 1994). Embora esta espécie floresça o ano todo, em determinados períodos do ano ela apresenta maior produção de flores, sendo máxima no mês de setembro, durante o período de seca. Um padrão de floração parecido ao de *G. brasiliensis* foi descrito para *Sabicea cinerea* uma Rubiaceae polinizada por beija-flores (Teixeira & Machado 2004).

As inflorescências de *G. brasiliensis* tanto na fase de botão quanto na fase de flor (FIGURA 2) funcionam como uma unidade de atração para os beija-flores, pois são vermelhas e se destacam entre as folhas da planta, como observado para outras plantas ornitófilas (Stiles 1981). A longevidade das flores desta espécie é algo importante, foi relatado para outras Ericáceas durações de até três dias em *Gaylussacia frondosa* e nove dias para *Vaccinium corymbosum*. A duração das flores por um período prolongado pode significar um aumento no sucesso de polinização e formação de frutos (Rathcke 2003).

Por apresentar a morfologia das flores com formato tubular e curto, os beija-flores de bico curto são os que conseguem extrair néctar mais eficientemente nestas flores, semelhante ao que acontece em outras flores troquilófilas (Arzimend & Ornelas 1990). Além disso, a arquitetura floral influencia na localização do pólen depositado no corpo dos beija-flores, sendo que em flores com tubo da corola curto, como o de *G. brasiliensis*, freqüentemente o pólen é depositado no bico dos beija-flores (Buzato *et al.* 2000).

O sistema reprodutivo da planta exige um polinizador, pois apesar de ser autocompatível, ela não apresenta polinização espontânea e nem apomixia. Luteyn (2002) indica que muitas espécies de Ericáceas são facultativamente autocompatíveis. A hercogamia

de aproximação apresentada por *G. brasiliensis* parece ser comumente encontrada nas plantas, com as estruturas reprodutivas localizadas de forma que o estigma é contactado em primeiro lugar pelos polinizadores. Neste tipo de hercogamia, freqüentemente a estrutura floral é arranjada de tal forma que um segundo contato com o estigma seria indiferente, pois a área estigmática é unifacial e orientada para fora. Assim, se o polinizador tocar o estigma na saída ele não estará atingindo a superfície receptiva (Webb & Lloyd 1986).

Em espécies autocompatíveis, a separação espacial das anteras e estigmas dentro de uma mesma flor é usualmente considerada uma adaptação que limita autopolinização reduzindo a intensidade desta forma de cruzamento. No entanto, a função da hercogamia de promover a polinização cruzada nem sempre funciona (Medrano *et al.* 2005). Esta separação espacial pode ser ineficiente para evitar a autogamia, pois podem ocorrer muitas polinizações geitonogâmicas em consequência do pólen dispersado entre as flores da mesma planta (Karron *et al.* 2004).

Os poros amplos das anteras de *G. brasiliensis* são relativamente grandes quando comparados aos das anteras de flores melitófilas. Desta forma, o vôo pairado de beija-flores como *Chlorostilbon aureoventris*, que apresenta freqüência no bater de asas de até 30 vibrações por segundo (Sick 1997), fornece a vibração necessária para liberar o pólen das anteras quando adejam frente às flores com o bico inserido entre as anteras à procura de néctar. Existe espécies de beija-flores que apresentam batidas de asas semelhantes à vibração de abelhas *Bombus* sp. (Sick 1997). A vantagem da polinização por beija-flores é que em contraste com as abelhas os primeiros não coletam o pólen para consumo, o que permite que a transferência seja mais rápida ocorrendo menos desperdício de pólen (Castellanos *et al.* 2003).

O volume e a concentração de açúcares encontrados no néctar das flores de *G. brasiliensis* são baixos, quando comparados ao de outras espécies ornitófilas, porém maior

que de *Agarista oleifolia* (Ericaceae) que apresenta volume de 2,9µl e concentração 11,5% (Buzato 2000). Esta baixa recompensa foi encontrada em outras Ericáceas polinizadas por beija-flores (Luteyn 2004). No entanto, *Gaylussacia brasiliensis* apresenta menores concentrações de açúcares no néctar em relação a muitas outras espécies pertencentes à tribo Vaccinieae polinizadas por beija-flores que apresentam valores torno de 20,4% (Luteyn 2002).

Se os beija-flores necessitam de 6 a 10 Kcal diárias (Carpenter 1983) e estes podem encontrar agrupamentos com muitas flores (até 519 flores), cujos recursos alcançam valores instantâneos em torno de 1,12 Kcal, um beija-flor pode visitar estes agrupamentos apresentando comportamento territorial e expulsando da área os possíveis invasores, mantendo suas visitas nas mesmas flores ao longo do dia conforme o néctar é repostado. Como consequência do comportamento territorial, o pólen carregado pelo beija-flor fica restrito ao agrupamento das flores que este visita, diminuindo assim, o fluxo gênico entre os agrupamentos e também a variabilidade genética (Stiles 1975, Ford *et al.* 1979, Franceschinelli & Bawa 2000).

Por outro lado, nos dias em que as manchas de recurso não apresentam flores suficientes, os beija-flores podem apresentar comportamento aleatório intercalando visitas em flores de diferentes agrupamentos. Este comportamento das aves se deslocando em busca de manchas de recurso pode diminuir as taxas de autopolinização e aumentar as de polinização cruzada (Franceschinelli & Bawa 2000). Desta forma, a variação no comportamento de forrageamento do polinizador é uma consequência da interação entre a densidade da planta e a quantidade de flores que esta apresenta (Franceschinelli & Bawa 2000).

Entretanto, quando há uma baixa disponibilidade de néctar, os beija-flores apresentam uma menor fidelidade às flores desta espécie. Confirmando isto, foi registrado em um dia de observação um indivíduo de *Amazilia fimbriata* se alimentando ora de *Gaylussacia*

brasiliensis na borda da mata, ora de *Vochisia rufa* num cerrado (sentido restrito) próximo. Para muitas plantas, o “fitness” pode ser otimizado quando os polinizadores são nem muito inconstantes e nem tão fiéis (McDade & Weeks 2004b).

Visitantes e polinizadores

Dentre os visitantes observados, os beija-flores foram considerados polinizadores efetivos pela alta frequência e pelo comportamento apresentado durante a visita. Dentre eles *Chlorostilbon aureoventris* e *Amazilia fimbriata* foram considerados os mais importantes por apresentarem maior movimentação inter-planta ou inter-agrupamentos, possibilitando a polinização cruzada.

Amazilia fimbriata apresentou comportamento territorial nos dias em que a disponibilidade de recurso era maior, permanecendo até 3:30h em um mesmo agrupamento. Esta espécie defendeu o território ativamente expulsando da área *Chlorostilbon aureoventris* quando este tentava utilizar o mesmo recurso. Curiosamente, expulsou também *Phaethornis pretrei* que estava visitando outra espécie de planta (*Costus spiralis*) localizada próxima ao agrupamento defendido.

Phaethornis pretrei visitou *G. brasiliensis* de modo ocasional, provavelmente porque as flores desta espécie oferecem pouco recurso e, além disso, este é compartilhado com as demais espécies que ocorrem na área. *P. pretrei* é considerado um beija-flor que realiza rondas de alto ganho energético (Feinsinger & Cowell 1978), portanto as flores de *G. brasiliensis* não são muito atrativas para esta espécie.

As espécies consideradas como polinizadores efetivos apresentaram comportamento similar durante a coleta de néctar. Para conseguir visitar a flor de *Gaylussacia brasiliensis* há necessidade de que o beija-flor insira o bico numa posição quase que vertical tendo que visitar

as flores adejando abaixo destas (FIGURA 12) ou ainda pousados em galhos próximos às inflorescências.

As abelhas *Trigona* sp. e *Bombus* sp. foram observadas sempre pilhando néctar pela base da flor, porém no período de estudo *Trigona* sp. foi a mais freqüente. Quando estas abelhas pilhavam o néctar de *G. brasiliensis* em alguns casos promoviam grandes danos na corola, mas aparentemente não interferem na formação do fruto. Em *Macleania bullata* (Ericaceae) o roubo do néctar pode significar um alto custo energético para a planta, uma vez que têm de produzir quantidades adicionais quando este é eliminado (Navarro 1999). No entanto, mesmo que o néctar removido pelos pilhadores resulte em menos néctar disponível para os polinizadores, o resultado pode ser um aumento no “fitness” da planta, já que a redução do recurso por flor pode induzir os polinizadores a visitarem um maior número de flores (McDade & Weeks 2004b). Além disso, podem aumentar as taxas de polinizações cruzadas se os polinizadores respondem à diminuição de recursos buscando por outras flores mais distantes (Maloof 2001).

A espécie de borboleta que foi observada tomando néctar nas flores provavelmente não interfere na reprodução da planta dado que suas visitas eram raras e não danificava a corola e nem promovia a liberação das tétrades de pólen. Na tribo Vaccinieae visitas de borboletas e outros insetos são raras (Luteyn 2002).

Gaylussacia brasiliensis é uma espécie tipicamente troquilófila, com anteras poricidas adaptadas à polinização por estas aves. Os poros amplos destas anteras juntamente com as vibrações emitidas pelos beija-flores proporcionam a liberação dos grãos de pólen. Apesar de ser uma espécie autocompatível necessita de polinizadores, pois não apresenta autopolinização espontânea nem apomixia. Pelo fato desta planta apresentar suas flores arranjadas em inflorescências e florescer intensivamente formando agrupamentos densos, provavelmente ocorrem altas taxas de polinizações geitonogâmicas. No entanto, estas taxas

podem ser balanceadas dentro da população, uma vez que o número de flores varia muito tanto entre os agrupamentos, como dentro dos agrupamentos ao longo do ano.

Capitulo II

Biologia floral de *Costus spiralis* (Jacquin) Roscoe (Costaceae) e mecanismo para evitar auto-polinização

Introdução

Costaceae são monocotiledôneas pertencentes à ordem Zingiberales. Esta é uma ordem natural consistindo de oito famílias: Zingiberaceae, Costaceae, Marantaceae, Cannaceae, Lowiaceae, Musaceae, Heliconiaceae e Strelitziaceae (Nakai 1941, Dahlgren, *et al.* 1985, Cronquist 1981, Kress 1990, APG II 2003).

A Família Costaceae é constituída por quatro gêneros: *Costus*, *Monocostus*, *Dimerocostus* e *Tapeinocheilas*. Estes gêneros são encontrados em áreas tropicais e subtropicais através do Novo e Velho Mundo, em florestas chuvosas e outros ambientes úmidos. *Costus* é o maior gênero com 125 a 175 espécies com distribuição pantropical, mas a maioria de suas espécies ocorre nos Neotrópicos (Maas 1972, Stevenson & Stevenson 2004).

Geralmente, espécies do gênero *Costus* crescem em densidades extremamente baixas. A maioria tem ramos espirais com inflorescências terminais que produzem apenas uma flor por dia (raramente duas) além de um período de floração estendido (Schemske 1980, 1981, 1982, Kay & Schemske 2003). Existem poucos estudos publicados a respeito da biologia reprodutiva de Costaceae, nenhum realizado no Brasil. Dos estudos que enfocaram alguns aspectos da biologia reprodutiva desta família, a maioria foi realizado em outros países como Costa Rica, Panamá, Bolívia (Schemske 1981, 1983 Kay & Schemske 2003) e Venezuela (Ramirez & Seres 1994, Seres & Ramirez 1995).

Espécies do gênero *Costus* estudadas até agora são polinizadas exclusivamente por abelhas e beija-flores, tendo espécies exclusivamente ornitófilas e espécies exclusivamente melitófilas. A polinização desse gênero é feita por um número de táxon limitado, indicando maior nível de especialização para estas plantas e seus polinizadores. Algumas espécies podem ter, além disso, flores especializadas para a polinização por abelhas do grupo Euglossini ou beija-flores do grupo Phaethornithinae (Stiles 1981, Kay & Schemske 2003).

Costus spiralis ocorre na América do Sul Tropical em florestas chuvosas, savanas, ou em afloramentos graníticos (Maas 1972). Esta espécie tem sido usada na medicina popular brasileira no tratamento de afecções urinárias, cálculo renal, no processo de cicatrização, perda do excesso de líquido no corpo, controle do diabetes dentre outras (Albuquerque 1989, Martins *et al.* 2003, Medeiros *et al.* 2004). Alguns estudos têm confirmado muitas destas propriedades medicinais (Viel *et al.* 1999, Antunes *et al.* 2000, Silva & Parente 2004), evidenciando a importância do conhecimento de sua biologia reprodutiva para respectiva conservação e manejo.

Este estudo apresenta informações sobre a biologia floral, sistema reprodutivo, fenologia de floração, visitantes florais e influência do sistema de cruzamento na produção de frutos, sementes e na germinação de *C. spiralis*.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na borda de uma ilha de mata de galeria na Reserva Vegetal do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). A reserva vegetal do CCPIU possui 127 ha e está localizada 8 Km a oeste do perímetro urbano no município de Uberlândia, MG. Este município tem como limite às coordenadas geográficas de 18°30' – 19°30' S a 47°50' – 48°50' W (Lima *et al.* 1989).

A região apresenta clima com estacionalidade muito acentuada, com duas estações bem definidas: uma estação seca e mais fria, entre os meses de maio a setembro e uma estação chuvosa e mais quente de outubro a março, com metade das chuvas caindo durante os meses de novembro, dezembro e janeiro que são os meses mais úmidos. De acordo com a escala

Köppen, o clima é classificado como Aw, podendo ocorrer altas temperaturas no verão (acima de 35°C) e geadas ocasionais no inverno (Rosa *et al.* 1991).

Procedimento

O trabalho de campo foi realizado no período de janeiro à maio de 2004 e de novembro de 2004 à março de 2005. A fenologia de floração foi acompanhada quinzenalmente, sendo registrados os períodos da formação das inflorescências, emissão de flores e formação de frutos. O padrão de floração da espécie foi descrita de acordo com a classificação de Newstrom *et al* (1994). Esta espécie é encontra na reserva do CCPIU no interior e borda das ilhas de mata. Os indivíduos podem ocorrer de forma isolada ou formando pequenos agrupamentos (de dois a quatro indivíduos). Quando isolados podem apresentar de uma a 25 inflorescências formando touceiras. Alguns indivíduos isolados ocorrem também ao longo da vereda, sempre próximos a margem do curso de água, onde o solo é mais úmido.

Para o estudo da biologia floral, foram obtidos no campo, os dados referentes à morfologia floral tais como: cor, odor, recompensas florais, medidas do tubo da corola, número de flores/inflorescência e por indivíduo. Para a caracterização da morfologia floral, flores foram coletadas e conservadas em álcool 70%. Foram efetuadas medidas do maior diâmetro do tubo floral e do comprimento (da base à abertura). Para detectar o horário de abertura das flores, algumas inflorescências foram coletadas e mantidas em água no laboratório e observadas de hora em hora até a antese.

A produção de néctar foi medida no período da manhã por volta das 9:00h em 12 flores e no período da tarde por volta das 15:00h em sete flores ensacadas previamente no estágio de botão. O volume de néctar acumulado foi medido usando-se capilares graduados (10µl) e a concentração do néctar com refratômetro de mão. As médias de volume e concentração de néctar foram utilizadas para calcular a quantidade de recompensa em calorias por flor. As

medidas refratométricas “g açúcar/g da solução” foram convertidas em “g açúcar/l néctar” (Kearns & Inouye 1993). A relação apresentada por Dafni (1992) foi utilizada para transformar “mg de açúcar” em “calorias”: 1mg açúcar = 4 calorias. A partir destes dados e do número médio de flores amostrados por dia foi estimado o recurso instantâneo em calorias que a planta pode oferecer em cada agrupamento.

Foram coletados exemplares da espécie para herborização com a técnica usual de Fidalgo & Bononi (1984), e incorporados no acervo do *Herbarium Uberlandense* (HUFU) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia (nº de registro: 41696).

Visitantes e polinizadores

O monitoramento do comportamento dos visitantes florais foi feito por meio de observações visuais *in situ*, e por fotografias. As observações foram feitas em 18 dias no período da manhã e tarde (ente 7:00 e 16:00h) as sessões tinham duração variável de uma a quatro horas ininterruptas totalizando 45 horas. Foram anotados os visitantes florais, e a frequência em relação ao número de flores visitadas. Identificações dos beija-flores foram baseadas em Grantsau (1989).

Sistema de reprodução

Um total de 45 inflorescências de cinco indivíduos foi ensacado com sacos confeccionados com tecido do tipo organza e após a abertura das flores foram feitos os seguintes testes para análise do sistema reprodutivo: 1) autopolinizações manuais: sendo o pólen da flor depositado manualmente no estigma da mesma flor; 2) autopolinizações espontâneas: cujos botões em pré-antese foram ensacados, sem nenhum tratamento posterior; 3) agamospermia: cujas flores tiveram a antera e o estigma retirado e posteriormente estas foram ensacadas, sem tratamento posterior; 4): polinizações cruzadas, sendo o pólen de uma

flor depositado no estigma de outra flor, com uma distância superior a 30 metros entre o doador e o receptor de pólen; 5): controle, sendo flores apenas marcadas e acompanhadas durante a floração, para avaliar a eficiência da polinização natural. O sucesso dos tratamentos foi avaliado pela formação de frutos maduros e pelo número de sementes formadas a partir de cada tratamento.

Para a observação do crescimento dos tubos polínicos, flores submetidas aos testes de autopolinização e polinização cruzada, foram coletadas 2, 4, 6, 8 e 10 horas após o tratamento e fixadas em álcool 70% e foram observadas em microscopia de fluorescência de acordo com a técnica de Martin (1959).

A viabilidade polínica de 18 flores oriundas de cinco agrupamentos diferentes foi estimada pela coloração citoplasmática, usando a técnica do carmim-acético (10%) (Radford *et al.* 1974). A receptividade estigmática foi determinada visualmente, sendo considerado receptivo quando ocorria a separação dos lobos estigmáticos (Kearns & Inouye 1993, pg 67).

Germinação

Para quantificar o efeito do sistema de cruzamento na germinação, frutos foram coletados no início de abril (2004), aproximadamente dois meses após as polinizações. As sementes de cada tipo de cruzamento foram quantificadas e tiveram o arilo retirado. Estas sementes foram pesadas e armazenadas por um período de 30 dias até serem semeadas. As sementes oriundas dos três tipos de cruzamentos (polinização cruzada, polinização natural e autopolinização) foram plantadas em câmaras úmidas contendo solo da zona de fundo de vereda (borda da mata de galeria) e um pouco de areia. Todas as parcelas foram mantidas em casa de vegetação com cobertura de sombrite 50% e sob condições naturais de luz e temperatura. O trabalho foi desenvolvido em delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos, quatro repetições de 30 sementes cada, sendo um total de 360 sementes. A

duração do experimento foi de 135 dias contando a partir do dia da semeadura. As contagens foram realizadas diariamente e o critério de germinação adotado foi a protrusão da radícula.

Para análise comparativa da formação de frutos após os vários tratamentos de polinizações controladas foi utilizado o teste de Qui-quadrado (Bioestat 2.0). Todas as demais análises estatísticas foram conduzidas usando o programa Prophet.5.0.

Resultados

Na área de estudo *Costus spiralis* formou as primeiras inflorescências a partir de dezembro, começando a liberar as primeiras flores no início de janeiro, com o pico de produção de flores nos meses de janeiro e fevereiro, a floração se estendeu até abril tendo algumas flores em maio. A frutificação ocorreu a partir do final de março e se estendeu de abril a junho.

Costus spiralis é uma erva que pode alcançar de 50cm a 2m de altura aproximadamente. Apresenta inflorescências racemosas em forma de espiga (FIGURA 1), possui brácteas vermelhas fechadas e sobrepostas, dentro das quais desenvolvem os botões florais e frutos. As inflorescências apresentam uma média de $8,6 \pm 2,3$ cm (n=8) de comprimento. Cada inflorescência pode conter cerca de 42 ± 12 flores (n=12), onde cada bráctea representa o local de inserção de uma única flor. Porém as $5,7 \pm 1,9$ (n=6) primeiras brácteas mais basais não apresentam flores. A maturação das flores e frutos ocorre em espiral de baixo pra cima.

As flores são vermelhas, sendo o tubo floral formado por três pétalas fundidas na base com um estame petalóide e um lábio formado pela união de cinco estaminódios. O comprimento do tubo é de $50,29 \pm 4,48$ mm (n=15) sendo o diâmetro maior de $10,64 \pm 1,64$ mm (n= 15) (FIGURA 2).

O único estame fértil da flor é petalóide e apresenta duas tecas com deiscência longitudinal (FIGURA 3) e é envolvido pelo lábio. A altura que as tecas se encontram no tubo é de $44,9 \pm 1,93\text{mm}$ (n=15). O ovário é ínfero, tricarpelar, trilocular com placentação axilar e muitos óvulos por lóculo. Possui um estilete com fixação terminal posicionado entre as duas tecas da antera. O estigma é bilobulado do tipo úmido, com um dos lóbulos pouco mais curto que o outro. O estigma é suportado pela antera, ficando exposto pouco acima desta e atingindo uma altura de $45,7 \pm 1,84\text{mm}$ (n=15) (FIGURAS 3 e 4). O estigma apresenta um apêndice dorsal que parece possuir uma função específica de reposicionar o estigma após as visitas dos polinizadores (FIGURA 5).

As flores não apresentam odor, sendo que a recompensa floral é o néctar que possui um volume médio de $9,12 \pm 4,2 \mu\text{l}$ (n = 12) e concentração de açúcares de $21,6 \pm 6,3\%$ (n=12) acumulado no período da manhã, e um volume de $13,8 \pm 4,7 \mu\text{l}$ (n = 7) e concentração de $24,4 \pm 4,7\%$ (n=7) acumulado no período da tarde até as 15:00h e $9,2 \pm 6,0$ calorias por flor (n=12). Em um agrupamento contendo 25 inflorescências onde é possível encontrar dias nos quais cada inflorescência apresenta pelo menos uma flor aberta, o recurso instantâneo pode alcançar um valor por volta de 230 calorias.

Visitantes e polinizadores

Os visitantes florais de *Costus spiralis* foram os beija-flores *Phaethornis pretrei* (Phaethornithinae) (FIGURA 6), *Eupetomena macroura*, *Heliomaster squamosus* e *Amazilia fimbriata* (Trochilinae). Foi observada também uma visita da abelha *Eulaema (Apeulaema) nigrata* (FIGURA 7) e uma borboleta Hesperíidae. Num total de 45 horas de observação, *Phaethornis pretrei* foi o mais freqüente sendo avistado 32 vezes, visitando um total de 248 flores e apresentou comportamento do tipo “trapline” (através de rotas de forrageamento) visitando todas as flores existentes nos agrupamentos formados por *C. spiralis*. *Eupetomena macroura* foi avistado três vezes, visitando um total de 15 flores e apresentou comportamento

territorialista. *Heliomaster squamosus* foi registrado na área visitando as flores de *Sinningia elatior* (Gesneriaceae) e foi registrado em um único dia, duas vezes, em cinco flores de *C. spiralis*, no período em que a quantidade de flores da primeira espécie começaram a diminuir. *Amazilia fimbriata* foi registrado duas vezes em *C. spiralis*, porém este beija-flor parece não ter acesso ao néctar de maneira legítima. Foi observado tentando tomar o néctar pela base do tubo floral, ficando este danificada após a visita desta espécie.

A abelha *Eulaema (Apeulaema) nigrita* encontrou dificuldades para entrar no tubo floral, e provavelmente por isso não existem outros registros nesta planta. E a borboleta Hesperíidae foi observada apenas duas vezes visitando *C. spiralis*.

Sistema de reprodução

Costus spiralis é hermafrodita, homogâmica e auto-compatível, mas não apresenta autopolinização espontânea e nem apomixia (TABELA 1). Os pistilos fixados após autopolinização e polinização cruzada não apresentaram diferenças entre si na velocidade do desenvolvimento do tubo polínico (FIGURA 8) e alcançam os óvulos cerca de 6 horas após a polinização independente do tratamento. O fruto é uma cápsula loculicida (FIGURA 9) com cálice persistente e apresenta muitas sementes de coloração preta com arilo branco. O número de sementes formadas de polinizações artificiais foi menor do que o formado a partir de polinização natural e o peso das sementes foi diferente entre tratamentos de polinização (TABELA 2).

Os botões florais são liberados pela inflorescência lentamente ao longo do dia e apresentam-se completamente expostos a partir das 10 horas da noite. Os botões começam a se abrir a partir da meia noite, mas a deiscência das anteras e exposição do estigma ocorrem entre 4:00-5:00 horas da manhã. Os tubos florais murcham por volta das 15:00-16:00h e se desprendem completamente todo o conjunto formado pelo tubo floral, estigma e estilete. A

liberação do pólen se dá em grãos isolados sendo registrado a porcentagem média de $89 \pm 7,7\%$ de grãos de pólen viáveis por antera nas flores (n= 18 flores) (FIGURA 10).

TABELA 1- Resultados da taxa de frutificação resultante dos experimentos de polinização em *Costus spiralis* (Costaceae) em borda de mata de galeria na Reserva Vegetal do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

Tratamento	Nº de flores polinizadas (n)	Nº de frutos formados (n)	Sucesso de frutificação (%)¹
Autopolinização manual	77	56	72,72a
Autopolinização espontânea	358	1	0,27b
Teste para agamospermia	76	0	0b
Polinização cruzada	70	59	84,28a
Polinização natural	781	654	83,73a

¹Porcentagens seguidas de letras distintas nas colunas diferem significativamente pelo teste de Qui-quadrado com $p < 0,05$.

Mecanismo para evitar a autopolinização

Costus spiralis apresenta uma adaptação mecânica para impedir que ocorra a autopolinização. O estigma bilobulado pode apresentar duas configurações: a forma receptiva quando este se encontra com os lóbulos separados e a forma não receptiva quando este se encontra com os lóbulos unidos. Quando a flor é visitada por um beija-flor, o bico deste carregado de pólen proveniente de outras flores é inserido na corola. O lóbulo anterior é um pouco mais comprido e é movimentado junto com o bico deixando a superfície receptiva exposta em contato com este. Assim, os grãos de pólen são aderidos a esta superfície. Quando o bico é retirado da corola, o lóbulo volta junto com este no mesmo sentido, sendo um pouco comprimido contra o outro lóbulo e a parede formada pela porção petalóide do estame. Desta forma, os dois lóbulos estigmáticos ficam unidos deixando protegida a superfície receptiva. Os grãos de pólen desta flor que aderirem ao bico do beija-flor serão transportados sem entrar em contato com a superfície receptiva do seu próprio estigma. Com a ajuda do apêndice

dorsal, o estigma pode voltar à posição original e conseqüentemente os lóbulos se separam novamente e estão de novo expostos para receber nova carga polínica (FIGURA 5).

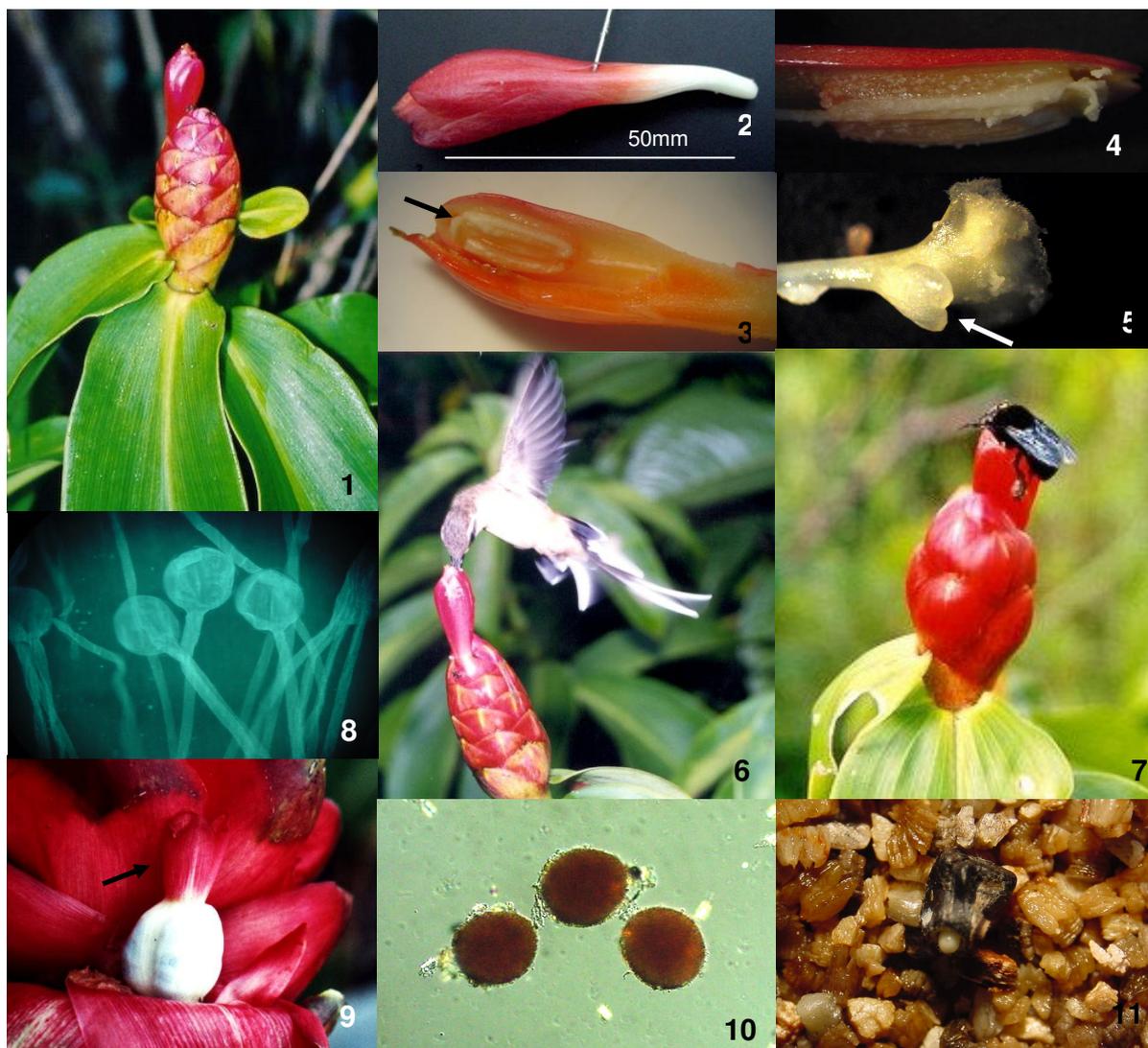
Germinação

A germinação das sementes resultantes (FIGURA 11) de cada tipo de polinização apresentaram diferenças significativas. A porcentagem de germinação para as sementes provenientes de polinização natural diferiu significativamente da germinação das sementes de polinização manual com $p < 0,01$, porém a germinação das sementes dos tratamentos de polinização manual (autopolinização e polinização cruzada) não diferiram significativamente entre si (TABELA 2)

TABELA 2- Número, peso e germinabilidade das sementes formados a partir de polinização cruzada, autopolinização manual e polinização natural em *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe (Costaceae) em borda de mata de galeria na reserva vegetal do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

Tratamento	Nº de sementes por fruto ¹	Peso das sementes (g) ¹	Germinabilidade (%) ¹
Polinização cruzada	15,58 ± 9,5 (n=40) b	0,0070 ± 0,0013c	63,33 ± 4,71b
Autopolinização manual	11,73 ± 6,4 (n=44) b	0,0078 ± 0,0013b	62,50 ± 6,31b
Polinização natural	22,88 ± 9,1 (n=50) a	0,0084 ± 0,0014 a	92,50 ± 5,69a
<i>F</i> ou <i>H</i> (<i>p</i>)	<i>H</i> = 32,179 (<i>p</i> = 0,001)	<i>H</i> = 22,92 (<i>p</i> < 0,05)	<i>F</i> = 37,09 (<i>p</i> < 0,01).

¹ Média ± desvio padrão, seguidas de letras distintas nas colunas diferem significativamente pelo teste de Tukey ou de Dunn, $p < 0,05$.



FIGURAS 1-11. Morfologia floral e reprodução de *Costus spiralis*. **1.** Inflorescência com uma flor exposta. **2.** Tubo floral. **3.** tubo floral em corte longitudinal, mostrando estigma (seta) localizado pouco acima da antera. **4.** Vista lateral da posição do estigma acima da antera. **5.** Apêndice dorsal do estigma (seta). **6.** *Phaethornis pretrei* visitando flor de *C. spiralis* (Foto: Coelho,CP.). **7.** Abelha *Eulaema (Apeulaema) nigrita* visitando *C. spiralis* (Foto: Rocha, LC.). **8.** Grãos de pólen germinado no teste de polinização cruzada após 2 horas (aumento ca. 800x). **9.** Fruto de *C. spiralis* (seta indica cálice persistente). **10.** Grãos de pólen viáveis no teste de coloração carmim-acético (aumento ca. 800x). **11.** Semente de *C. spiralis* germinando (Foto: Mendes-Rodrigues, C.).

Discussão

Costus spiralis apresenta padrão de floração anual com duração intermediária (4/5 meses) de acordo com a classificação de Newstrom *et al.*(1994). Como outras espécies do gênero (ver Schemske 1983), *C. spiralis* floresce na estação chuvosa e frutifica no fim desta estação. Apresenta a estratégia de floração do tipo disponibilidade regular, com a produção de uma ou duas flores por dia durante um período prolongado como ocorre em *Canistrum aurantiacum* (Siqueira Filho & Machado 2001).

Costus spiralis assim como outras espécies do gênero possui inflorescências com brácteas vermelhas (Stevenson & Stevenson 2004). Estas inflorescências juntamente com as flores interagem no ambiente como uma unidade de atração para os polinizadores (Stiles 1981). As brácteas vermelhas, além da função de atração, podem atuar na proteção dos botões florais e frutos imaturos (Ippolito & Armstrong 1993).

As flores de *C. spiralis*, assim como outras espécies da família Costaceae e Zingiberaceae, são morfológicamente complexas e similares tanto na parte interna quanto externa (Sakai *et al.*1999). No entanto, as flores das espécies polinizadas por aves geralmente são alaranjadas, vermelhas ou rosa, com as brácteas da mesma cor, formando uma inflorescência cônica, enquanto as flores das espécies polinizadas por abelhas freqüentemente são brancas, amarelas, alaranjadas e raramente vermelhas, com as brácteas das inflorescências geralmente verdes. As flores polinizadas por aves geralmente apresentam o lábio pequeno e tubular enquanto naquelas polinizadas por abelhas este lábio é curto e largo com algumas manchas vermelhas ajudando na atração e podendo ser usado como plataforma de pouso (Sakai *et al.*1999, Specht *et al.* 2001).

Os valores de volume e concentração de açúcares no néctar encontrados em *Costus spiralis*, são mais próximos aos encontradas em outras plantas ornitófilas, como por exemplo *Esterhazia macrodonta* (Scrophulariaceae) com volume e concentração de 13,4 μ l e 26%,

respectivamente (Freitas & Sazima 2001), que quando comparado a outras *Costus* spp. não ornifófilas tais como, *C. allenii* com volume de 40,6 µl e concentração de 37% e *C. laevis* com volume de 42,4 µl e concentração de 33% (Schemske 1981).

Visitantes e polinizadores

As flores de *C. spiralis* são adaptadas à polinização por beija-flores do grupo Phaethornithinae, pois apresentam morfologia com tubo da corola levemente curvado e comprido ($50,29 \pm 4,48\text{mm}$, $n=15$), que se adaptam bem à morfologia do bico destas aves.

Os beija-flores da espécie *Phaethornis pretrei* podem garantir maior variabilidade genética na população de *C. spiralis*, uma vez que visita todas as flores existentes nos agrupamento e logo em seguida parte para outro agrupamento mesmo estando estes localizados a grandes distâncias. Além disso, suas visitas se estendem ao longo do dia desde a antese das flores até o murchamento das mesmas. A eficiência das visitas e comportamento de forrageamento pode explicar a maior formação de frutos e sementes por polinização natural quanto comparada com polinizações manuais. Em áreas de mata atlântica *C. spiralis* também é visitada por espécies de beija-flores da subfamília Phaethornithinae: *Phaethornis eyrynome* e *Ramphodon naevius* (Buzato *et al.* 2000).

Apesar de *C. spiralis* estar adaptada à polinização por Phaethornithinae, recebe visitas de beija-flores do grupo Trochilinae. *Eupetomena macroura*, por exemplo, consegue utilizar o néctar, mas é pouco freqüente nas flores. Assim, quando um indivíduo desta espécie encontra um agrupamento com uma determinada quantidade de flores, apresenta comportamento territorial, permanecendo durante várias horas visitando as mesmas flores e impedindo a visita de outros beija-flores. Neste caso, as visitas constantes de um indivíduo nas mesmas flores de

um grupo poderiam estar promovendo autopolinizações ou polinização entre clones (Siqueira Filho & Machado 2001).

No entanto, este comportamento territorial de *Eupetomena macroura* foi observado apenas uma vez em um agrupamento que continha 25 inflorescências e todas apresentavam pelo menos uma flor disponível. Sabendo-se que beija-flores necessitam de 6 a 10 kcal diárias (Carpenter 1983) e que este agrupamento fornecia um valor instantâneo por volta de 230 calorias, em termos energéticos seria desvantajoso para um beija-flor defender uma mancha como esta contra possíveis invasores ao longo de todo o dia. Provavelmente, por este motivo *Eupetomena macroura* que é tipicamente territorial (Sick 1997), não era freqüente nestas flores.

Esta característica de alta recompensa de néctar por flor, porém baixa recompensa por agrupamento pode ser outra adaptação da planta ligada à subfamília Phaethornithinae, pois estes beija-flores que utilizam rotas de forrageamento podem ajustar seu tempo de retorno às flores conforme o néctar vai sendo repostado (Gill 1988). As outras espécies de beija-flores registradas em *C. spiralis* pouco interferem na reprodução desta planta, pois raramente as visitam, provavelmente por não possuírem adaptação à morfologia da planta. A Borboleta Hesperíidae e a abelha *Eulaema* (*Apeulaema*) *nigrita* registradas provavelmente contribuí muito pouco para a polinização desta espécie por serem muito raras e não apresentam adaptações morfológicas ideais para a polinização deste tipo de flor.

Sistema de reprodução

O sistema reprodutivo de *C. spiralis* é semelhante ao de outras *Costus* spp. estudadas por Schemske (1981) sendo autocompatível, mas não apresentando autopolinização espontânea. Ramirez & Seres (1994) classificaram *C. spiralis* como sendo uma espécie parcialmente autocompatível por produzir mais sementes por polinização cruzada que por

polinização natural. Porém no presente estudo estas diferenças não foram significativas (TABELA 2).

Em *Costus spiralis* o número de sementes formadas por polinização natural foi significativamente maior que o número formado por polinizações manuais ($p > 0,05$) (TABELA 2). Schemske (1983) também encontrou algo similar em *Costus laevis*, *C. allenii* e *C. guanaiensis*.

A carga de pólen que cada flor recebe na polinização natural provavelmente é muito superior em termos de quantidade e variabilidade genética em consequência do número de visitas que os beija-flores realizam. As inúmeras visitas ao longo do dia às mesmas flores podem ser influenciadas pela reposição do néctar. Foram observadas visitas repetidas de *Phaethornis pretrei*, em intervalos de aproximadamente 1:00h em um mesmo conjunto de flores desde o amanhecer até as 3:00h da tarde quando estas começam a murchar.

O sistema que impede a autopolinização nesta espécie pode ser considerado uma hercogamia de movimento, na qual o estigma é forçado pelo movimento do polinizador quando esta forrageando (Webb & Lloyd 1986). A arquitetura floral de *Costus spiralis* com o lábio direcionando corretamente o bico do beija-flor no interior da corola (Temeles & Rankin 2000), permite que este deposite pólen de outras flores no estigma, mas impede que o pólen da mesma flor entre em contato com a superfície receptiva. No entanto, apesar de *C. spiralis* possuir um mecanismo para evitar a autopolinização, não impede que ocorra a geitonogamia. Vários outros fatores podem estar interferindo na origem do pólen que chega ao estigma de cada flor. A distribuição agregada, o alto número de flores disponíveis por indivíduo, o comportamento dos polinizadores e a distância interplanta podem determinar a origem do pólen e a qualidade da polinização.

A distribuição agregada das plantas aumenta a disponibilidade de néctar e promove o comportamento territorial de muitos beija-flores (Feinsinger & Colwell 1978). O

territorialismo por sua vez mantém a maioria do pólen carregado pela ave dentro de um dado agrupamento, desta forma isto provavelmente reduz o fluxo gênico entre agrupamentos e diminui a variabilidade (Stiles 1975, Ford *et al.* 1979, Franceschinelli & Bawa 2000). Além disso, quanto maior a exposição floral por indivíduo, maior a quantidade de geitonogamia, já que o comportamento de forragear seqüencialmente de flor em flor dos beija-flores pode resultar em um aumento desta forma de cruzamento (Ippolito & Armstrong 1993).

As taxas de geitonogamia e polinização cruzada dentro da população de *Costus spiralis* provavelmente são balanceadas, pois existem indivíduos isolados que só recebem pólen de outros indivíduos e também o comportamento dos beija-flores pode estar ajudando a misturar o pólen dos indivíduos quando fazem visitas utilizando rotas de forrageamento.

A estratégia de apresentar poucas flores por dia aliada ao comportamento de forrageamento dos Phaethornithinae pode favorecer o cruzamento entre indivíduos de diferentes grupos (Siqueira Filho & Machado 2001). É possível que no início e no final da floração ocorram maiores taxas de polinização cruzada e menores taxas de geitonogamia já que poucas flores estão sendo expostas por indivíduos fazendo com que os beija-flores se desloquem mais (Carpenter 1976).

Germinação

A germinação das sementes provenientes das polinizações manuais não diferiu significativamente entre tratamentos (autopolinização e polinização cruzada), demonstrando que não existe efeito do tipo de polinização. Porém as sementes de polinização natural apresentaram maiores taxas de germinação com ($p < 0,001$) (TABELA 2). Schemske (1983) também encontrou maiores taxas de germinação em sementes de polinização natural em 3 espécies do gênero *Costus* sendo que em duas destas espécies as menores taxas de germinação ocorreram em sementes oriundas de autopolinização.

Avaliando o efeito do tipo de polinização apenas na germinação pode-se inferir que nesta espécie não ocorre depressão endogâmica. Schemske (1983) não encontrou diferenças significativas nos primeiros meses de crescimento das plântulas de *Costus*, porém após 12 meses encontrou acentuada diminuição na taxa de crescimento das plântulas oriundas de autopolinização. Significando que a germinação das sementes e os primeiros estágios de estabelecimento de *Costus* não são afetados pelo tipo de polinização, mas a longo prazo a autopolinização pode significar diminuição do “fitness” e da versatilidade genotípica da progênie.

Desta forma, os resultados comprovam a maior qualidade nas sementes provenientes de polinização natural, e a incapacidade de *C. spiralis* de formar frutos por autopolinização espontânea demonstram que os beija-flores são importantes vetores de pólen, podendo garantir para esta espécie uma elevada taxa de produção de sementes com maior probabilidade de possibilitar variabilidade genética.

DISCUSSÃO GERAL

Os sistemas de polinização geralmente envolvem grupos de espécies que interagem num tipo de coevolução difusa e em poucos casos existem interações altamente específicas (Futuyma 1998). As plantas podem se especializar em grupos taxonômicos, como no caso das aves, e desta forma apresentar características que se adaptam às diferentes morfologias, comportamento e metabolismo destes animais (Fenster *et al.* 2004).

Gaylussacia brasiliensis e *Costus spiralis* são duas espécies troquilófilas que apresentam diferenças na morfologia floral, recompensa calórica, disponibilidade de flores por indivíduo e padrão de distribuição. Todas estas diferenças são indícios de que estas plantas são de certa forma especializadas em diferentes grupos de beija-flores.

Gaylussacia brasiliensis está adaptada à polinização por beija-flores de bico curto e pequeno porte do grupo Trochilinae, pois apresenta tubo da corola curto, baixa produção de néctar e forma agrupamentos densos em áreas de borda de mata, características que geralmente são associadas a esta subfamília de beija-flor (Stiles, 1981). Por outro lado, *C. spiralis* está adaptada à polinização por beija-flores da subfamília Phaethornithinae, pois apresenta um tubo floral comprido, levemente curvado, apresentando poucas flores por indivíduo e ocorrendo na área em baixas densidades.

Estas espécies não diferem muito no volume e na concentração de néctar por flor e em geral não existem indicações de que características do néctar de plantas visitadas por

Phaethornithinae seja diferente daquele das visitadas por Trochilinae (McDade & Weeks 2004a). O que de fato parece diferenciar e influenciar o comportamento destes grupos de beija-flores é a quantidade total de recurso por planta ou agrupamento e se o recurso se encontra densamente agrupado ou mais disperso na área.

Assim, *G. brasiliensis* que apresenta menores quantidades de néctar e concentração de açúcares por flor, comparado à *C. spiralis*, pode surpreender quando estas são analisadas em termos calóricos ao nível de indivíduo. O grande número de flores agrupadas nesta espécie, no entanto, pode significar um recurso razoável para manutenção de um beija-flor territorialista ao longo do dia, sendo compensatório em termos energéticos defender estas manchas contra possíveis invasores. Por outro lado, apesar de oferecer maior quantidade de recurso por flor *C. spiralis* aparentemente não apresenta recurso agrupado o suficiente para sustentar este tipo de comportamento nos beija-flores.

As duas espécies estudadas parecem representar extremos (ou quase extremos) de adaptação às diferentes guildas de beija-flores. Na mesma área de mata estudada, ocorrem outras sete espécies de flores ornitófilas que apresentam diferenças entre si na fenologia e morfologia floral (Araújo 2003). Dentre elas *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae), com flores pequenas apresentadas em inflorescências atrativas (Coelho & Barbosa 2004) é a que mais se assemelha ao padrão de *G. brasiliensis* enquanto *Centropogon cornutos* (Campanulaceae), com flores de tubo longo e recurvado e com maior quantidade de recompensa oferecida por flor, se encaixaria no padrão de *C. spiralis*. No entanto, entre as demais espécies existem outras tais como *Sinningia elatior* (Gesneriaceae) que não se encaixam em nenhum destes padrões e cujas flores recebem visitas tanto de beija-flores Phaethornithinae como de Trochilinae.

A associação entre os beija-flores e suas flores é influenciada mais frequentemente pelo comprimento e formato da corola (Stiles 1981). Os diferentes comprimentos e ou

curvaturas dos tubos podem afetar a eficiência de extração do néctar em diferentes espécies de beija-flores, como consequência das diferenças na morfologia do bico, exercendo uma forte influência na escolha das flores por estas aves (Stiles 1981). Beija-flores de bico longo que visitam flores de tubo longo, comumente obtêm recursos mais ricos do que o obtido em flores de tubos mais curtos. Beija-flores de bico curto podem extrair néctar eficientemente apenas em flores com tubo curto (Arzimeid & Ornelas 1990).

A habilidade dos beija-flores de se alimentarem em flores de comprimentos diferentes vai depender também da largura da entrada da flor. Se esta é larga, ambos os tipos de beija-flores, de bico curto e longo, terão acesso ao néctar (Temeles *et al.* 2002) sendo este o caso de *Sinningia elatior*, espécie que contrasta com *G. brasiliensis* e *C. spiralis* por apresentar entrada do tubo mais largo que as demais.

Costus spiralis em relação a *G. brasiliensis* apresenta uma estratégia reprodutiva mais especializada, podendo apresentar polinizador específico ou uma guilda de polinizadores mais restrita, enquanto que *G. brasiliensis* adota uma estratégia um pouco mais generalista por não apresentar limitações morfológicas para nenhum tipo de beija-flor que ocorre na área. *Costus spiralis*, assim como muitas espécies de *Heliconia*, parece ter desenvolvido alguns atributos morfológicos para excluir forrageadores casuais e atrair visitas regulares de beija-flores Phaethornithinae “trapliners” (Gill 1987). O consumo de néctar por polinizadores menos eficientes pode reduzir a quantidade média de néctar acumulado e a atratividade da planta para um polinizador mais eficiente (Castellanos *et al* 2004).

Assim, estas diferenças observadas na forma que as plantas apresentam suas flores aos polinizadores e a forma que estas são exploradas ajudam a entender os tipos de ajustes necessários para o funcionamento destas interações mutualísticas. A compartimentação na atração de guildas de polinizadores em espécies de plantas simpátricas, por sua vez mostra como estas interações mutualísticas podem atuar na estruturação das comunidades ecológicas.

Mudanças na distribuição ou densidade de recursos, como aquelas observadas após uma seqüência catastrófica de geada seguida de uma queimada, em 2002, que praticamente eliminou a população de *G. brasiliensis*, podem alterar os mosaicos de oferta de recursos que por sua vez podem afetar a diversidade e a persistência de espécies residentes de beija-flores na área estudada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. The Angiosperm Phylogeny Group. *Botanical Journal of The Linnean Society* 141: 399-436.
- ALBUQUERQUE, J.M. 1989. Plantas medicinais de uso popular. Associação Brasileira de Educação Agrícola Superior (ABEAS). Ministério da Agricultura – Secretaria Geral. Brasília. 96p.
- ALTSHULER, D.L., STILES, F.G. & DUDLEY, R. 2004. Of hummingbirds and helicopters: Hovering costs, competitive ability, and foraging strategies. *The American Naturalist* 163: 16-25.
- ANTUNES, A.S.; SILVA, B.P. & PARENTE, J.P. 2000. Flavonol glycosides from leaves of *Costus spiralis*. *Fitoterapia* 71: 507-510.
- ARAÚJO, F. P. 2003. Recursos florais utilizados por beija-flores numa ilha de mata de galeria inundável, Uberlândia-MG. Monografia de Bacharelado em Ciências Biológicas. Universidade Federal de Uberlândia.
- ARAÚJO, A.C. & SAZIMA, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora, Jena*, 189: 1-9.
- ARZIMENDI, M.C. & ORNELAS, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry Forest in México. *Biotropica* 22: 172-180.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in a tropical rain Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- BLEIWEISS, R., KIRSCH, J.A.W. & MATHEUS, J.C. 1994. DNA-DNA Hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds the *Auk* 111: 8-19.

- BUZATO, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent Bromeliad with inconspicuous flowers from the Rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92: 731-737.
- CARPENTER, FL. 1976. Plant-Pollinator Interactions in Hawaii: Pollination Energetics of *Metrosideros Collina* (Myrtaceae). *Ecology* 57: 1125–1144.
- CARPENTER, F.L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. *In Handbook of Experimental Pollination Biology* (Jones, C.E. & Little, R.J., eds.). Scientific and Academic Editions, p. 215-234.
- CASTELLANOS, M.C., WILSON, P. & THOMSON, J.D. 2003. Pollen transfer by hummingbirds and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. *Evolution* 57: 2742-2752.
- CASTELLANOS, M.C., WILSON, P. & THOMSON, J.D. 2004. ‘Anti-bee’ and ‘pro-bird’ changes during evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 876-885.
- COELHO, C.P. & BARBOSA, A.A.A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* 18: 481-489.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, p. 1172.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination Ecology - A Practical Approach*. Oxford University Press. New York.

- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985. The Families of the Monocotyledons. Springer-Verlag. 520 p.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press.
- ENGEL, E.C. & IRWIN, R.E. 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *American Journal of Botany* 90: 1612-1618.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. VAN DER. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, England, 244p.
- FEINSINGER, P. & COWELL, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and Pollination. In: Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. p.282-310.
- FENSTER, C.B., ARMBRUSTER, W.S., WILSON, P., DUDASH, M.R. & THOMSON, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 375-403.
- FIDALGO, O. & BONONI, V.L.R. 1984. Técnicas de coleta, preservação e herbarização de material botânico. Instituto de Botânica/ Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo. 62p.
- FORD, H.A., PATON, D.C. & FORDE, N. 1979. Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand Journal of Botany* 17: 509-19
- FRANCESCHINELLI, E.V. & BAWA, K.S. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84: 116-123.
- FREITAS, L. & SAZIMA, M. 2001. Nectar features in *Esterhazyia macrodonta*, a hummingbird-pollinated Scrophulariaceae in Southeastern Brazil. *Journal of Plant Research* 114: 187-191.

- FUTUYMA, D.J. 1998. The evolution of interactions among species. *In* Evolutionary Biology, 3^o edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. p.539-578.
- GILL, F.B. 1987. Ecological fitting: use of floral nectar in *Heliconia Stilesii* Daniels by three species of hermit hummingbirds. *The Condor* 89: 779-787.
- GILL, F.B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: Competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933-1942.
- GONZÁLES, C., ORNELAS, J.F. & JIMÉNEZ, L. 2005. Between-year changes in functional gender expression of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae), a distylous, hummingbird-pollinated shrub. *Annals of Botany* 95: 371-378.
- GRANT, V. 1994. Historical development of ornithophily in the western North American flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:10407-10411.
- GRANTSAU, R. 1989. Os Beija-flores do Brasil. *Expressão e Cultura*. Rio de Janeiro. 234p
- HERMANN, P.M. & PALSER, B.F. 2000. Stamen development in Ericaceae, I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. *American Journal of Botany* 87: 934-957.
- HURLY, T.A. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for reward and non-rewarded sites. *Animal Behaviour* 51: 177-183.
- HURLY, T.A. & HEALY, S.D. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Animal Behaviour* 51: 1149-1157.
- IPPOLITO A. & ARMSTRONG, J.E. 1993. Floral Biology of *Hornstedtia scottiana* (Zingiberaceae) in a Lowland Rain Forest of Austrália. *Biotropica* 25: 281-289.
- KARRON, JD, MITCHELL RJ, HOLMQUIST KG, BELL JM, FUNK B. 2004. The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. *Rt Heredity* 92: 242-248.

- KAY, K. M. & SCHEMSKE, D. W. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35: 198-207.
- KEARNS, C.A & INOUE, D.W. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Colorado.
- KRESS, W.J. 1990. The phylogeny and classification of the Zingiberales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 698-721.
- KRON, K.A., POWELL, E.A. & LUTEYN J.L., 2002. Phylogenetic relationships within the blueberry tribe (Vaccinieae, Ericaceae) based on sequence data from *Matk* and nuclear ribosomal its regions, with comments on the placement of *Satyria*. *American Journal of Botany* 89: 327–336. 2002.
- LIMA, S.C.; ROSA, R. & FELTRAN-FILHO, A. 1989. Mapeamento do uso do solo no município de Uberlândia - MG, através de imagens TM/LANDSAT. *Sociedade & Natureza* 1: 127-145.
- LUTEYN, J. 2002. Diversity, adaptation, and endemism in Neotropical Ericaceae: Biogeographical Patterns in the Vaccinieae. *The Botanical Review* 68: 55-87.
- LUTEYN, J. 2004. Ericaceae (Heath Family). *In Flowering Plants of The Neotropics*. (Smith, N.; Mori, S.A.; Henderson, A.; Stevenson, D.W.M. & Heald, S.V., eds.). Princeton University Press. p. 140-143.
- MAAS, P.J.M. 1972. Costoidae (Zingiberaceae). *Flora Neotropica*, monograph 8. Hafner, New York, New York.
- MALOOF, J.E. 2001. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany* 88: 1960-1965.
- MARQUES, M.C.M. & KLEIN, R.M. 1975. Ericáceas *in* *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí-Santa Catarina- Brasil.63p

- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- MARTINS, E.R.; CASTRO, D.M.; CASTELLANI, D.C. & DIAS, J.E. 2003. *Plantas Medicinais*. Editora UFV, Viçosa. 220p.
- MCDADE, L.A. & WEEKS, J.A. 2004a. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical Plants I: Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36: 196-215.
- MCDADE, L.A. & WEEKS, J.A. 2004b. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical Plants II: Interactions with flower visitors. *Biotropica* 36: 216-230.
- MEDEIROS, M.F.T., FONSECA, V.S. & ANDREATA, R.H.P. 2004. Plantas medicinais e seus usos pelos sítiantes da Reserva do Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 391-399.
- MEDRANO, M., HERRERA, C.M. & BARRETT, S.C.H. 2005. .Herkogamy and Mating Patterns in the Self-compatible Daffodil *Narcissus longispathus*. *Annals of Botany* 95: 1105–1111.
- MENDONÇA, L.B. & ANJOS, L. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22 :51-59.
- NAKAI, T. 1941. *Notulae ad Plantas Asiae Orientalis*. *Journal of Japanese Botany* 17: 1-15.
- NAVARRO, L. 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 31: 618-625.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- ORMOND, W.T; PINHEIRO, M.C.B;. LIMA, H.A; CORREIA, M.C.R.; PIMENTA, M.L. 1993. Estudo das recompensas florais das plantas da Restinga de Maricá – Itaipuaçu, RJ. I – Nectaríferas. *Boletim do Herbarium Bradeum* 6:179-195.

- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row Publishers, New York, 891pp.
- RAMIREZ, N. & SERES, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 190: 129-142.
- RATHCKE, B.J. 2003. Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 90: 1328-1332.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R.F & EICHHORN, S. E., 2001. *Biologia Vegetal*: Ed. Koogan, 906p. Capítulo 22: Evolução das Angiospermas. p.497-531.
- ROSA, R., LIMA, S. C. & ASSUNÇÃO, W.L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza* 3: 91-108.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 149-160.
- SAKAI, S., KATO, M. & INOUE, T. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany* 86: 646-658.
- SCHEMSKE, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology* 68: 959-967.
- SCHEMSKE, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62:946-954.
- SCHEMSKE, D.W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63:932-941.

- SCHEMSKE, D.W. 1983. Breeding system and habitat effects on fitness components in three neotropical *Costus* (Zingiberaceae). *Evolution* 37: 523-539.
- SERES, A. & RAMÍREZ, N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de un bosque nublado Venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:61-81.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira, 912p. Beija-flores: Família Trochilidae, Pp.433-465.
- SILVA, B.P & PARENTE J.P. 2004. New steroidal saponins from rhizomes of *Costus spiralis*. *Zeitschrift fur Naturforschung. C, Journal of biosciences* 59: 81-85.
- SIMBERLOF, D. & DAYAN, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- SIQUEIRA FILHO, J.A. & MACHADO, I.C.S. 2001. Biología reproductiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morrem (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 15(3): 427-443.
- SPECHT, C.D., KRESS, W.J., STEVENSON, D.W. & DE SALLE, R. 2001. A molecular phylogeny of Costaceae (Zingiberales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 333-345.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation in angiosperms 1: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- STEVENSON, D.W.M. & STEVENSON, J.W. 2004. Costaceae (Costus Family). *In* Flowering Plants of The Neotropics. (Smith, N.; Mori, S.A.; Henderson, A.; Stevenson, D.W.M. & Heald, S.V., eds.). Princeton University Press. p. 429-431.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 258-301.

- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central América. *Annual Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- STILES F.G. & FREEMAN, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- STILES, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet Forest. *Condor* 97: 853-878.
- TAURA, H.M. & LAROCCA, S. 2004. Biologia da Polinização: interações entre as abelhas (Hym., Apoidea) e as flores de *Vassobia breviflora* (Solanaceae). *Acta Biológica Paranaense* 33: 143-162.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2004. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distília e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 193-204
- TEMELES, E.J. & RANKIN, A.G. 2000. Effect of the lower lip of *Monarda didyma* on pollen removal by hummingbirds. *Canadian Journal of Botany* 78:1164-1168.
- TEMELES, E.J., LINHART, Y.B., MASONJONES, M. & MASONJONES, H. 2002. The role of flower width hummingbird Bill length-flower length relationships. *Biotropica* 34: 68-80.
- VALIDO, A., DUPONT, Y. L. & OLESEN, J.M. 2004. Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography* 31: 1945-1953
- VIEL, T.A.; DOMINGOS, D. C; SILVA, A.P.M; LIMA-LANDMAN, M.T.R.; LAPA, AJ & SOUCCAR C. 1999. Evaluation of the antiurolithiatic activity of the extract of *Costus spiralis* Roscoe in rats. *Journal of Ethnopharmacol.* 66 (2):193-8.

- WEBB, C.J. & LLOYD, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms - II Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163-178.
- WESTERKAMP, C. 1990. Bird-flowers: Hovering versus perching exploitation. *Botanica Acta* 103: 323-434.
- WILSON, P., CASTELLANOS, M. C., HOGUE, J. N., THOMSON, J. D. & ARMBRUSTER, W. S. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345-361.